

转基因棉花苗期光合特性的研究

孙彩霞¹ 齐华² 孙加强¹ 张丽莉³ 缪璐¹

(¹ 东北大学生物工程与技术研究所, 辽宁沈阳 110004; ² 沈阳农业大学农学系, 辽宁沈阳 110161; ³ 中国科学院沈阳应用生态研究所, 辽宁沈阳 110016)

摘要: 以3种不同转基因棉花及其亲本对照为材料, 研究了盆栽条件下不同棉花品种苗期光合作用及有关生理特性。结果表明, 与其非转基因对照相比, 转基因棉花叶片的气孔导度、蒸腾速率和胞间CO₂浓度的变化不明显, 且不同抗虫棉的变化趋势不同, 其中仅有转Bt基因棉Z30与其对照Z16之间的净光合速率差异达显著水平; 所有供试转基因棉花叶片中的RuBP羧化酶活性均显著下降而乙醇酸氧化酶的活性均显著上升, 但叶绿素a/b和总含量以及叶绿素a/b无显著变化。推测转基因抗虫棉花叶片RuBP羧化酶和乙醇酸氧化酶参与调控的光合及呼吸代谢过程可能发生了改变。随着转入基因的多样化, 其可能引发转基因作物产生的非预期效应更加不确定与复杂。

关键词: 棉花; Bt; CptI; 光合特性

Photosynthetic Characteristics of Bt or CptI-Bt Transgenic Cotton at Seedling Stage

SUN Cai-Xia¹, QI Hua², SUN Jia-Qiang¹, ZHANG Li-Li³, and MIAO Lu¹

(¹ Institute of Biotechnology, Northeastern University, Shenyang 110004, Liaoning; ² Agronomy College, Agricultural University of Shenyang, Shenyang 110161, Liaoning; ³ Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, Liaoning, China)

Abstract: Photosynthesis is an important physiological process related to yield production and biomass accumulation in plants. With the research, development and application of genetically modified (GM) crops in the world, their risk assessment has been paid an increasing attention. In order to find out effects of exogenous genes on photosynthesis in transgenic plants, photosynthetic characteristics of transgenic Bt (Z30) and CptI-Bt (CCRI41 and SGK321) cotton at seedling stage were studied by pot experiment. The results showed that the changes of stomatal conductance, transpiration rate and intercellular CO₂ concentration in the leaves of Bt and CptI-Bt transgenic cotton were not obvious in comparison with non-transgenic cotton (Z16, CCRI23 and SY321, respectively) and differed among different cotton cultivars. The difference of net photosynthetic rate between Bt transgenic cotton Z30 and non-Bt cotton Z16 was significant. The RuBPCase activity was decreased significantly and the GO activity increased significantly in the leaves of all tested transgenic cotton in comparison with non-transgenic cotton. But there were not significant differences in the content of Chlorophyll a, Chlorophyll b, Chlorophyll a/b, and the total Chlorophyll content between transgenic and non-transgenic cotton. The responses of photosynthetic rate to light intensities in mature cotton leaves were also measured under different light intensity conditions (the light intensities were 0, 10, 20, 40, 60, 80, 100, 200, 400, 600, 800, 1 000, and 1 200 μmol m⁻² s⁻¹). The parameters of apparent quantum yield, maximum net photosynthetic rate, apparent dark respiration rate, light compensation point and light saturation point were calculated by model fitting. The possible changes of these parameters were observed at a certain extent. But the results still need to be validated through further test. From these results, the processes of photosynthesis and respiration regulated by RuBPCase and GO are changed possibly. The analysis by combination of dry biomass and photosynthetic characteristics studied in this experiment indicated that the response of biomass accumulation to genetical modification by exogenous genes of Bt and CptI in transgenic cotton was related to both photosynthesis and other processes which were not studied in this experiment. The unanticipated effects of transgenic crops would be more uncertain and complex along with diversification of transgenic genes.

Keywords: Cotton; Bt; CptI; Photosynthetic characteristics

转基因作物是指通过生物技术进行外源性基因转移或者将内源基因的表达进行永久性修饰而获得

基金项目: 辽宁省博士启动基金项目(20041008); 辽宁省科技攻关计划项目(200420103); 国家自然科学基金项目(40101016)

作者简介: 孙彩霞(1973-), 女, 副教授, 从事转基因植物安全性评价及作物逆境生理的研究工作。E-mail: scxdd@yahoo.com.cn

Received(收稿日期): 2006-02-17; Accepted(接受日期): 2006-07-25.

的作物。伴随着转基因作物在全球大规模商业化应用及其产业的迅猛发展,转基因作物及其产品的安全性也一直是全球广泛关注的焦点^[1-3]。转基因作物及其产品的潜在风险,包括有关通过外源基因插入受体基因组而产生的非预期效应,即超出最初改造目标并可能对人类动物健康和环境产生影响的效应^[4]。在进行转基因作物风险评价时,除了考虑导入转基因作物的外源基因及产物外,有可能产生生态学效应的作物自身形态、生理、生化性状的改变也是研究的重要内容之一^[5-6]。

光合作用是作物生长发育和产量形成的生理基础及作物生产力高低的决定性因素,同时,也是全球碳循环及其他物质循环的最重要环节。我国是世界上最大的棉花生产国和消费国,也是第二个自主成功研制转基因抗虫棉的国家。转基因抗虫棉花在我国发展迅速,并已初步实现了产业化。据统计,单价抗虫棉从1996—2002年累计应用推广150万hm²以上,双价抗虫棉从1998—2002年累计应用推广约37万hm²。2003年国产转基因抗虫棉推广种植面积已超过133万hm²^[7]。因而,深入进行转基因抗虫棉花光合特性的研究,对于进一步揭示转基因棉花的生长发育规律,指导转基因棉花生产具有重要意义。同时,可望从植物生理学角度揭示抗虫转基因棉花的非预期效应并为其安全性评价提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 棉花种植与管理

转 *Bt* 基因棉花中棉所 30(Z30)及其轮回亲本中棉 16(Z16);转 *CpTI-Bt* 双价抗虫棉 321(SGK321)及其受体对照棉石远 321(SY321);转 *CpTI-Bt* 双价抗虫棉中棉所 41(CCRI41)及其受体对照棉中棉所 23(CCRI23),均由中农院棉花研究所种质资源室提供。在有防雨设施的网室内盆栽,每品种 5 盆,每盆装土 4 kg,出苗后每盆定苗 3 株。供试土壤为棕壤,取自沈阳农业大学试验田。土壤含有有机质 12.52 g kg⁻¹、全氮 1.22 g kg⁻¹、全磷 (P₂O₅) 1.12 g kg⁻¹、全钾 (K₂O) 24.24 g kg⁻¹、碱解性氮 106.37 mg kg⁻¹、速效磷 15.92 mg kg⁻¹ 和速效钾 143.29 mg kg⁻¹, pH 5.72。以底肥一次性施入尿素 1.25 g 盆⁻¹ 和 KH₂PO₄ 0.97 g 盆⁻¹。其他栽培管理按照常规方式。在棉花苗期后期(主茎上有 5~6 片叶子)取样并测定。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 光合作用参数及光响应曲线 用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 便携式光合系统分析仪,

选取生长健康、代表性强的 3 盆棉花,在晴天上午光照充足且相对稳定时间内测定主茎上部最大展开叶片的净光合速率 (P_n , net photosynthetic rate, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i , intercellular CO₂ concentration, μmol CO₂ mol⁻¹ air), 光合有效辐射 (PAR, photosynthetic active radiation, μmol m⁻² s⁻¹)、气孔导度 (G_s , stomatal conductance, mol H₂O m⁻² s⁻¹)、蒸腾速率 (T_r , transpiration rate, mmol H₂O m⁻² s⁻¹) 等。气孔限制值 (L_s , stomatal limitation) 利用

Downton^[8] 方法计算, $L_s = \frac{C_o - C_i}{C_o - \Gamma} \approx 1 - \frac{C_i}{C_o}$ 方程中

C_i 、 C_o 和 Γ 分别为, 细胞间隙 CO₂ 浓度、叶外 CO₂ 浓度及 CO₂ 补偿点。另外, 每个材料选取 2 盆, 测定主茎上部最大展开叶片的净光合速率 (P_n) 对光合有效辐射通量密度 (PPFD) 的响应。光强由 LI-6400 红蓝 2BL ED 光源进行自动控制, 叶面温度由 LI-6400 温度控制器控制在 (25 ± 1) °C。从 1 200 μmol m⁻² s⁻¹ ~ 0 设置 13 个递减的光照强度, 测定 P_n -PAR 响应曲线。

1.2.2 光合作用相关生化指标 叶绿素含量采用张宪政方法测定^[9];RuBP 羧化酶和乙醇酸氧化酶活性采用李合生方法测定^[10], RuBP 羧化酶活性测定中部分试剂购自 Sigma 公司; 取样部位为每个棉株主茎上部最大展开叶片。

1.2.3 株高、叶面积和干物质量 选取具有代表性的 3 棵植株用刻度尺量取株高、每一植株全部叶片的长和宽, 利用长宽系数法^[9] 计算单叶叶面积及单株叶面积; 干物质量采取烘干称重法。

1.3 统计分析

模型模拟及方差分析采用 SPSS11.0 统计分析软件。

棉花叶片净光合速率 (P_n) 与光合有效辐射 (PAR) 之间的关系(净光合速率的光响应)用 Michaelis-Menten 模型^[11] 进行拟合, $P_n = \frac{\alpha PAR_{max}}{\alpha PAR + P_{max}}$ 式中 α 是弱光下光量子利用效率(即表观量子效率, apparent quantum yield), P_{max} 是最大净光合速率(maximum net photosynthetic rate), R_d 是表观暗呼吸速率(apparent dark respiration rate)。

光补偿点(LCP, light compensation point) $LCP = \frac{P_{max} R_d}{\alpha (P_{max} - R_d)}$ 。

光饱和点(LSP, light saturation point), $LSP = \frac{P_{max} (0.75 P_{max} + R_d)}{\alpha (0.25 P_{max} - R_d)}$, 这里假定当 P_n 达到最大净光

合速率 75% 的光合有效辐射(*PAR*)来估计光饱和点(*LSP*)。

2 结果与分析

2.1 不同棉花品种叶片光合作用参数比较

双价转 *CpTII-Bt* 基因棉花 CCR141 叶片的净光合速率比其非转基因对照稍有增加;其他供试转基因棉花与非转基因对照相比,叶片的净光合速率呈明显下降趋势,其中 Z30 的净光合速率比 Z16 下降 41.65%,SGK321 比 SY321 下降 11.02%(图 1)。气孔导度和蒸腾速率与净光合速率的变化规律相同(图 1)。转基因棉花 Z30 和 CCR141 的胞间 CO_2 浓

度均比对照有所增加而 SGK321 的胞间 CO_2 浓度则比对照有所下降(图 1)。方差分析结果表明,虽然多数供试品种间的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和胞间二氧化碳浓度存在显著差异,但所有转基因棉花与其相对照比较,仅有 Z30 与 Z16 的净光合速率的差异达到显著水平(表 1)。转 *Bt* 基因棉花叶片的净光合速率显著下降,同时伴随气孔导度和气孔限制值的下降和胞间二氧化碳浓度的上升,说明非气孔因素是导致转基因棉花 Z30 叶片净光合速率下降的主要原因;同时也意味着其叶片合成有机物质的能力可能降低。

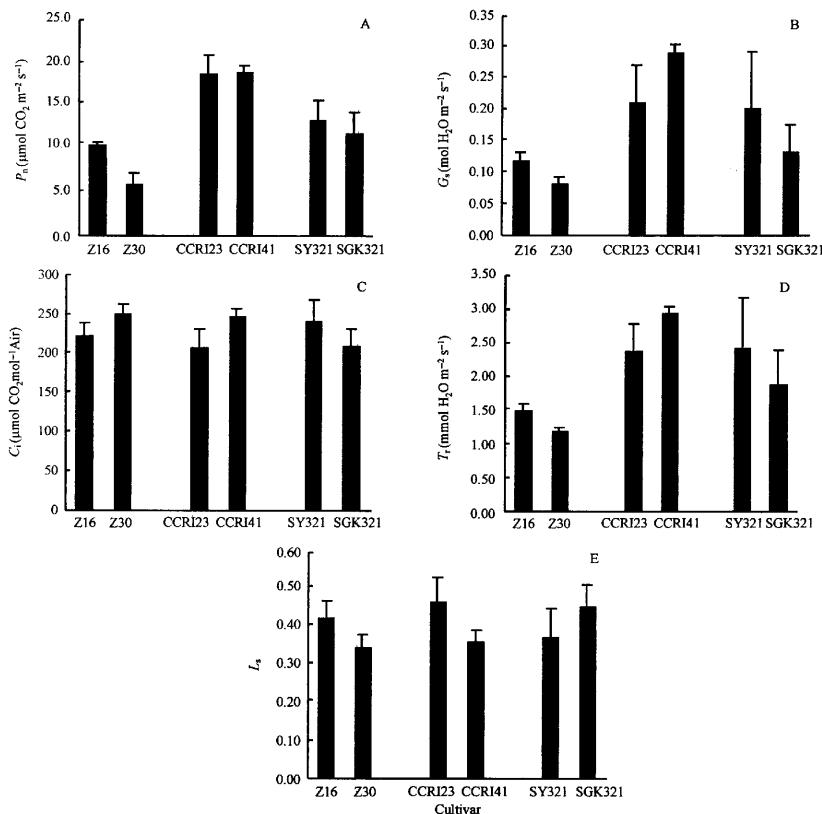


图 1 不同棉花品种叶片净光合速率(A)、气孔导度(B)、胞间 CO_2 浓度(C)、蒸腾速率(D)和气孔限制值(E)
Fig.1 P_n (A), G_s (B), C_i (C), T_r (D), and L_s (E) of leaves in different cotton cultivars

2.2 不同棉花品种叶片光响应曲线及其特征参数的比较

前人研究表明,光合速率-光强的关系符合直角双曲线方程,并可用 Michaelis-Menten 模型描述^[11]。

本文利用该模型拟合出光响应曲线并计算出其特征参数(图2,表2)。转基因棉花与非转基因棉花的光响应曲线均拟合良好且有所不同,光响应曲线参数亦有变化。所有供试转基因棉花与其对照在较低光强下($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)光合速率的光响应曲线相似,在较高光强下($400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)光合速率的光响应曲线明显不同。转基因棉花Z30和CCRI41的AQY值分别比其非转基因对照降低8.16%和2.32%,而转基因棉花SGK321则比其非转基因对照增加24.85%,推测转基因棉花Z30和CCRI41利用弱光的能力有所下降而转基因棉花SGK321利用弱光的能力则有所增强。转基因棉花Z30和SGK321的

P_{\max} 分别比其非转基因对照低13.98%和28.35%,而转基因棉花CCRI41的 P_{\max} 则比其非转基因对照高18.68%,推测转基因棉花Z30和SGK321对光合有效辐射的利用和适应能力有所下降而转基因棉花CCRI41对光合有效辐射的利用和适应能力有所提高。与非转基因棉花相比,转基因棉花Z30和CCRI41的 R_d 、LCP和LSP具有相同的变化趋势,均有所增加;而转基因棉花SGK321的上述各特征参数则有所减小。统计分析结果表明,上述各参数中, P_{\max} 、LSP在SGK321和SY321之间存在显著差异,另外CCRI41和CCRI23之间的 P_{\max} 差异达显著水平。

表1 不同棉花品种叶片测定指标的方差分析结果(Student-Newman-Keuls法)

Table 1 Variance analysis of indices studied in different cotton cultivars with S-N-K method

品种 Cultivar	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\mu\text{mol H}_2\text{O}$ $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol CO}_2$ $\text{mol}^{-1} \text{air}$)	蒸腾速率 T_r ($\text{mmol H}_2\text{O}$ $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	气孔限制值 L_s	叶绿素总含量 Chlorophyll content ($\text{mg g}^{-1} \text{FW}$)	RuBP羧化酶活性 RuBPCase activity ($\mu\text{mol min}^{-1} \text{g}^{-1}$ FW)	乙醇酸氧化酶活性 GO activity ($\text{U min}^{-1} \text{g}^{-1}$ FW)
Z16	9.7 b	0.117 a	221 a	1.46 ab	0.416 a	2.93 ab	0.241 c	15.3 a
Z30	5.6 a	0.081 a	249 a	1.15 a	0.339 a	2.74 a	0.363 b	10.9 c
CCRI23	17.5 c	0.209 ab	206 a	2.35 bc	0.458 a	3.04 ab	0.274 c	14.3 a
CCRI41	17.5 c	0.209 ab	206 a	2.35 bc	0.458 a	3.04 ab	0.274 c	14.3 a
SY321	12.4 b	0.198 ab	240 a	2.40 bc	0.365 a	3.41 b	0.153 b	13.8 ab
SGK321	11.0 b	0.129 a	209 a	1.85 ab	0.446 a	3.45 b	0.294 a	12.2 bc

同一列中的字母代表不同棉花品种之间的差异显著性(0.05水平)。

Figures followed by the same letter in each row are not significantly different (at $P = 0.05$).

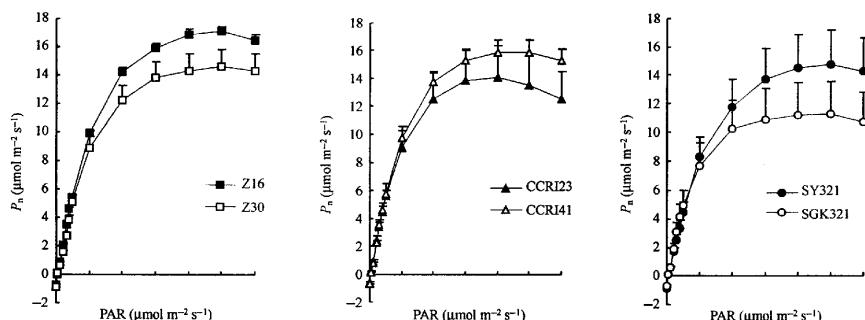


图2 不同棉花品种光合速率的光响应
Fig.2 Responses of P_n to light in different cotton cultivars

表2 不同棉花品种净光合速率光响应曲线拟合参数

Table 2 Photosynthetic parameters of different cotton cultivars in response to light

参数 Parameter	表观量子效率 AQY ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 P_{\max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	表观暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	模型拟合 R^2 值 R^2 of Model fitting
Z16	0.1066 ± 0.0115	22.10 ± 0.61	1.1400 ± 0.3842	11.28 ± 6.47	837.54 ± 36.78	0.9943
Z30	0.0979 ± 0.0108	19.01 ± 0.53	1.1790 ± 0.3457	12.85 ± 6.02	839.08 ± 46.42	0.9940
CCRI23	0.1166 ± 0.0216	17.18 ± 0.74	1.0773 ± 0.5760	9.88 ± 9.05	640.01 ± 94.90	0.9827
CCRI41	0.1139 ± 0.0139	20.39 ± 0.60	1.1943 ± 0.4210	11.10 ± 6.60	755.12 ± 50.63	0.9928
SY321	0.0853 ± 0.0097	19.58 ± 1.10	1.1050 ± 0.3457	13.66 ± 7.05	954.76 ± 41.43	0.9938
SGK321	0.1065 ± 0.0130	14.03 ± 0.40	1.0217 ± 0.3196	10.32 ± 5.21	610.71 ± 69.55	0.9922

2.3 不同棉花叶片叶绿素含量的比较

单价转 *Bt* 基因棉花 Z30 叶绿素 a、b 及总含量均比其非转基因对照 Z16 下降, 其中叶绿素总量下降达 6.25%; 而两种供试双价转 *CpTI-Bt* 基因棉花 CCR141 和 SGK321 与其非转基因对照棉花相比则均

有所增加, 其中叶绿素总量分别增加 2.89% 和 1.39%(图 3)。方差分析结果表明, 虽然有些棉花品种之间的叶绿素总含量存在显著差异, 但所有转基因棉花与其对照之间的差异均未达到显著水平(表 1)。

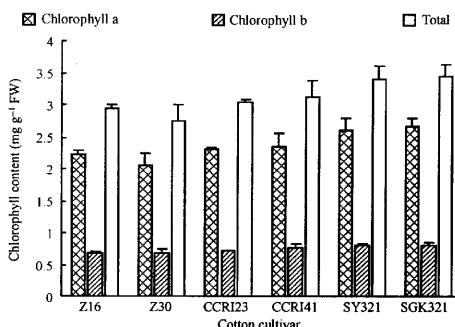


图 3 不同棉花品种叶片的叶绿素含量
Fig. 3 Chlorophyll content in leaves of different cotton cultivars

2.4 不同棉花品种叶片光合及光呼吸酶活性的比较

所有供试转基因棉花叶片中的 RuBP 羧化酶活性均比其非转基因棉花对照显著下降(图 4-A, 表 1)。双价转 *CpTI-Bt* 基因棉花 SGK321 比其非转基因对照 SY321 下降的幅度最大, 达 48.1%; CCR141 的下降幅度最小, 为 30.1%; 单价转 *Bt* 基因棉花 Z30 比其非转基因对照 Z16 下降幅度为 33.7%。核

酮糖二磷酸羧化酶活性的降低可进一步导致光合作用的下降。供试转基因棉花叶片中乙醇酸氧化酶(GO)的活性均比其常规对照棉显著上升(图 4-B, 表 1)。转基因棉花 Z30、CCR141 和 SGK321 比其常规对照棉 Z16、CCR123 和 SY321 分别增加 39.8%、39.7% 和 12.8%。作为光呼吸的关键酶, GO 活性变化意味着其参与调控的光呼吸代谢过程可能发生了改变。

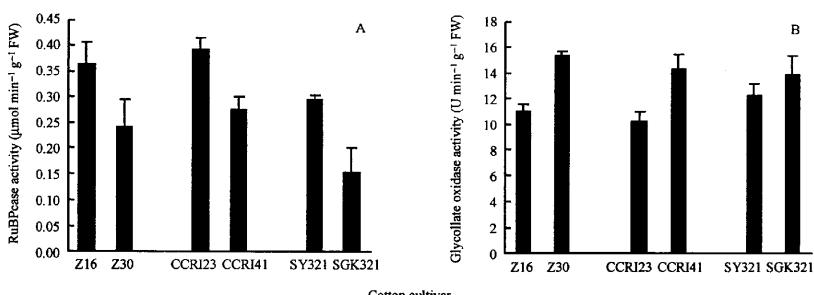


图 4 不同棉花叶片的 RuBP 羧化酶活性(A)和乙醇酸氧化酶活性(B)
Fig. 4 RuBPcase (A) and glycolate oxidase (B) activities in leaves of different cotton cultivars

2.5 不同棉花株高、叶面积和干物质量的比较

不同棉花的生长状况及干物质积累能力有所不同(表 3)。转 *Bt* 基因棉 Z30 的株高、叶面积和干物质量均比其非转基因对照有所下降。双价转 *CpTI-Bt* 基因棉 CCR141 和 SGK321 的株高比对照增高、叶

面积比对照下降, 而干物质量的变化则相反。转 *Bt* 基因棉 Z30 生物量的减少是其单叶净光合速率下降、光合作用关键酶活性降低、整株叶面积减小等因素综合作用的结果。虽然双价转 *CpTI-Bt* 基因棉 CCR141 的整株叶面积增加, 但碳同化的有关酶活性

下降等其他方面光合能力的降低亦可能最终导致其生物量的减少。双价转 *CpTI-Bt* 基因棉 SGK321 的

生物量明显增加,这与本文测定的其他指标所揭示的结果不太一致,有可能存在更为复杂的机理。

表 3 不同棉花品种株高、叶面积和干物质质量

Table 3 Plant height, leaf area per plant and dry biomass in different cotton cultivars

参数 Parameter	株高 Plant height(cm)	单株叶面积 Leaf area (cm ² plant ⁻¹)	干物质量 Dry biomass (g plant ⁻¹)
Z16	52.0 ± 0.93	541.1 ± 55.48	2.80 ± 0.46
Z30	39.4 ± 1.60	295.5 ± 63.33	1.48 ± 0.31
CCRI23	52.1 ± 2.68	542.1 ± 70.12	3.76 ± 0.20
CCRI41	56.7 ± 1.30	704.9 ± 57.32	3.32 ± 1.87
SY321	50.6 ± 0.40	564.8 ± 52.56	3.92 ± 0.43
SGK321	49.1 ± 3.01	483.6 ± 40.88	5.31 ± 0.56

3 讨论

转基因作物品种是通过一系列遗传操作培育的。体细胞无性系变异,外源基因(包括目的基因、启动子基因、标记基因、载体骨架序列等)插入受体基因组区位的随机性和不确定性以及基因间的互作,可导致活性基因的修饰或沉默以及沉默基因的激活^[5-12-13]。由于目前对植物基因调节以及基因间相互作用尚缺乏了解,特定 DNA 序列随机插入到基因组后的大部分可能效应是非预期的。对转基因作物与其等位非转基因作物植株的生长发育、繁殖和化学成分以及生理过程进行广泛比较,有助于揭示外源基因插入或者内源基因修饰导致的非预期的潜在的多效性或诱变效应^[4,14]。

在农业生产过程中,要求转基因抗虫棉花除了具有较高的抗虫性能外,还应保持较好的光合生产及形成经济产量的能力^[15-16]。本文的研究结果表明,外源 *Bt* 基因单独转入后,转基因棉花 Z30 的净光合速率显著下降,同时最大净光合速率、叶绿素含量、RuBP 羧化酶活性均有所下降,乙醇酸氧化酶活性则有所增加。光合过程这些因素的改变是转 *Bt* 基因棉花 Z30 的生长及干物质积累量下降的主要机理之一,这与田晓莉等^[17]、梁哲军等^[18]的部分研究结果相同。双价转基因抗虫棉 CCRI41 的净光合速率、最大净光合速率及叶绿素含量虽均稍有增加,但是其 RuBP 羧化酶活性显著下降且乙醇酸氧化酶活性亦显著增加,这些光合性状的改变与其干物质积累量下降结果基本一致。双价转基因抗虫棉 SGK321 的叶绿素含量虽稍有增加,但其净光合速率、最大净光合速率及 RuBP 羧化酶活性均表现出下降的趋势且乙醇酸氧化酶活性亦显著增加,这些变化与其干物质积累量的显著增加的结果似有矛

盾。这可能是由于在转基因棉花中,生物量累积效应不仅与其光合性能的变化相关,还可能存在其他机理。Biemehl 等^[19]研究表明,表达赤霉素转基因烟草中干物质量积累的差异最有可能是因为木质素沉积作用发生改变。我们的研究也表明,抗虫转基因棉花部分植株组织中的木质素含量发生了显著改变^[20]。

光合作用是一个非常复杂的反应,参与反应的有许多不同物质和各种作用不同的酶,因此,有许多因素影响着光合作用。核酮糖二磷酸羧化酶/加氧酶是暗反应的关键酶之一,是光合作用中比较重要的双功能酶,其活性的降低可进一步导致光合作用的下降;同时,光合作用的降低也可能导致负反馈机制对光合作用产生负调节^[21]。植物生长过程中叶片 Rubisco 的水平受体内 CO₂ 浓度、氮素的有效性以及光、水分胁迫等生理和环境因素的影响,是一个相当复杂的过程^[22]。Kobayashi 等^[21]的研究结果表明,表达马铃薯病毒(PVX)转运蛋白(TGBp1)的转基因烟草植株光合速率显著下降同时伴随二磷酸核酮糖羧化酶 mRNA 积累的减少,这与我们的研究结果相似。作为光呼吸的关键酶,GO 活性的变化意味着其参与调控的光呼吸代谢过程可能发生了改变。现有的研究结果表明,植物体内的 GO 活性调节可能涉及两方面,一是对 GO 酶蛋白合成的调节,二是对绿色组织内黄素单核苷酸浓度的控制^[23]。转基因棉花叶片中 RuBP 羧化酶和 GO 活性改变及其他光合性能的改变可能与转基因的表达水平直接或间接相关,但也可能是体细胞无性系变异或杂交、回交转育等过程的作用,或者是光合调控基因时空表达差异的结果^[24]。我们的结果尚不能得出确切的机制。对于转基因作物,随着转入基因的多样化,将可能导致其引发的非预期效应更加不确定与复杂。转基因

棉花的安全性研究应遵循个案原则。值得指出的是,本文的研究仅仅针对棉花单叶在苗期的光合生理生化特性,这些差异能否稳定尚需通过对棉花不同生长发育时期以及在群体水平上开展的研究进一步证实。

References

- [1] Goldberg R J, Tjaden H. Are *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* plants really safe to eat? *Bio/Tech.*, 1990, 8(11): 1011-1016
- [2] Losey G E, Raynor L S, Carter M E. Transgenic pollen harms monarch larvae. *Nature*, 1999, 399(20): 214
- [3] Liu Q(刘谦), Zhu X-Q(朱鑫泉). Biosafety(生物安全). Beijing: Science Press, 2001. pp 28-44 (in Chinese)
- [4] Cellini F, Chesson A, Colquhoun I, Constable A, Davies H V, Engel K H, Gatehouse A M R, Kärenlampi S, Kok E J, Legusy J J. Unintended effects and their detection in genetically modified crops. *Food Chem Toxicol.*, 2004, 42(7): 1089-1125
- [5] Firn R D, Jones C G. Secondary metabolism and the risks of GMOs. *Nature*, 1999, 400(4739): 13-14
- [6] Ye X, Al Babil S, Kloeti A. Engineering the provitamin A (beta-carotene) biosynthetic pathway into (carotenoid-free) rice endosperm. *Science*, 2000, 287(5451): 303-305
- [7] The country develops and reforms the department of high-tech industry of the committee and Bioengineering society of China(国家发展和改革委员会高技术产业司和中国生物工程学会). Annual Report on Bioindustry in China: 2004(中国生物技术产业发展报告 2004). Beijing: Chemical Industry Press, 2005. pp 219-212 (in Chinese)
- [8] Downton W J, Loveys B R, Grant J R. Stomatal closure fully accounts for the inhibition of photosynthesis by abscisic acid. *New Phytol.*, 1988, 108(3): 263-266
- [9] Zhang X-Z(张宪政). Research Methods of Crop Physiology(作物生理研究法). Beijing: Agriculture Press, 1992. pp 35-45, 145-148 (in Chinese)
- [10] Li H-S(李合生). Principle and Technology of Plant in Physiology Biochemical Experiment(植物生理生化实验原理和技术). Beijing: Higher Education Press, 2003. pp 164-165, 213-214 (in Chinese)
- [11] Harley P C, Tenhunen J D. Modeling the photosynthetic response of C_3 leaves to environment factors. In: Boote K J ed. Modeling Crop Photosynthesis from Biochemistry to Canopy, CSSA Special Publication No. 19. Madison: American Society of Agronomy and Crop Science Society of American, 1991. pp 17-39
- [12] Conner A J, Jacobs J M E. Genetic engineering of crops as potential source of genetic hazard in the human diet. *Mutat Res.*, 1999, 443(1-2): 223-234
- [13] Natasha S, John B K, Garry C W. Superfluous transgene integration in plants. *Crit Rev Plant Sci.*, 2001, 20(3): 215-249
- [14] Noteborn H P J M, Lommen A, Van der Jagt R C, Weseman J M. Chemical fingerprinting for the evaluation of unintended secondary metabolic changes in transgenic food crops. *J Biotech.*, 2000, 77(1): 103-114
- [15] Chen D-H(陈德华), Wu Y-K(吴云康), Duan H(段海). Study on growth and physiology traits of *Bt* cotton hybrids. *Chin Cotton* (中国棉花), 1997, 24(6): 15-17 (in Chinese with English abstract)
- [16] Zhao H-Z(赵海祯), Liang Z-J(梁哲军), Qi H-L(齐宏立). Research on biology traits of *Bt* cotton. *Chin Cotton* (中国棉花), 2002, 29(10): 10-11 (in Chinese with English abstract)
- [17] Tian X-L(田晓莉), Yang P-Z(杨培珠). Study on the relationship between source and sink of *Bt* transgenic cotton. *Acta Gossypii Sin*(棉花学报), 1999, 11(3): 151-156 (in Chinese with English abstract)
- [18] Liang Z-J(梁哲军), Zhao H-J(赵海祯), Qi H-L(齐宏立), Wang Y-X(王玉香), Nie A-Q(聂安全). Studies on genetic improvement and effects on production and distribution of photosynthate among different genotypes of cotton. *Acta Gossypii Sin*(棉花学报), 2005, 17(1): 8-22 (in Chinese with English abstract)
- [19] Biemelt S, Tschiertsch H, Sonnewald U. Impact of altered gibberellin metabolism on biomass accumulation, lignin biosynthesis, and photosynthesis in transgenic tobacco plants. *Plant Physiol.*, 2004, 135(1): 254-265
- [20] Miao L(缪璐), Sun C-X(孙彩霞), Geng L(耿莉), Cui Z-B(崔振波). Studies on lignin content and its key metabolic enzymes in transgenic cottons at seedling stage. *China Biotechnol*(中国生物工程杂志), 2006, 26 (suppl): 143-147 (in Chinese with English abstract)
- [21] Kobayashi K, Sarrobert C, Ares X, Rivero M M, Maldonado S, Robaglia C, Mentaberry A. Over-expression of potato virus X TGBp1 movement protein in transgenic tobacco plants causes developmental and metabolic alterations. *Plant Physiol Biochem.*, 2004, 42(9): 731-738
- [22] Li L R. Rubisco: properties and structure. *Acta Physiologica Sin.*, 1992, 18(2): 217
- [23] Wang W-J(王伟军), Lin J-Q(林健巧), Li M-Q(李明启). Binding between flavin mononucleotide and glycolate oxidase from higher plant. *Acta Bot Sin*(植物学报), 2000, 42(3): 239-243 (in Chinese with English abstract)
- [24] Dong H-Z(董合忠), Li W-J(李维江), Li Z-H(李振怀), Tang W(唐薇). Comparative studies on the intensity of photosynthesis between *Bt* transgenic hybrid cottons and its parents. *Acta Agric Nucl Sin*(核农学报), 2000, 14(5): 284-289 (in Chinese with English abstract)